

- WEEKS, H. P.; KIRKPATRICK, C. M. (1976): Adaptations of white-tailed deer to naturally occurring sodium deficiencies. *J. Wildl. Manage* 40, 610-625.
- WILLNER, G. R.; FELDHAMER, G. A.; ZUCKER, E. E.; CHAPMAN, J. A. (1980): *Ondatra zibethicus*. *Mammalian Species* 141, 1-8.
- WILSON, K. (1956): Color, sex ratios, and weights of North Carolina muskrats. *North Carolina Wildl. Res. Comm., Federal Aid Project W-6-R*.

Authors' addresses: Elizabeth E. ZUCKER, U.S. Environmental Protection Agency, Washington, DC 20460, USA. Prof. Dr. JOSEPH A. CHAPMAN, Department of Fisheries and Wildlife, College of Natural Resources, Utah State University, Logan, Utah 84322, USA

Zur Taxonomie der Gattung *Rattus* (Rodentia, Muridae)

Von H. GEMMEKE und J. NIETHAMMER¹

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 5. 8. 1983

Abstract

On the taxonomy of the genus Rattus (Rodentia, Muridae)

Investigated the relations between 12 taxa of murine rodents of the genus *Rattus* and similar forms according to the distribution of some morphological characters and differences in proteins demonstrated by gel electrophoresis. Both methods had some major results in common:

1. *Maxomys surifer* has to be excluded from the genus *Rattus*, if *Bandicota* is recognized as a separate genus.
2. The delimitation of the genus *Bandicota* and of the species included is correct for the forms considered.
3. The degree of kinship with *Rattus rattus* decreases in the following order: *Rattus tiomanicus*, *R. argentiventer*, *R. exulans* or *R. norvegicus*, *R. berdmorei*, *Bandicota*, *Maxomys surifer*.

The results for the Australian *Rattus villosissimus* are controversial. The electrophoretic distance to typical *Rattus* is great, whereas the morphological distance seems to be smaller.

Einleitung

Die Gattung *Rattus* gehört trotz fortschreitender Präzisierung und Einschränkung auch heute noch zu den artenreichsten und unübersichtlichsten Taxa der Muriden. So werden nach WALKER (1975) etwa 570 benannte Formen hierzu gerechnet. ELLERMAN (1941) vereinigte hier eine Vielzahl nicht besonders spezialisierter Muriden mit Gewichten zwischen 50 und 500 g aus Afrika, Asien und Australien. Später wurden zunehmend Arten ausgegliedert und in eine eigene Gattungen gestellt, so alle ursprünglich zu *Rattus* gezählten afrikanischen Muriden (MISONNE 1969) und die Gattungen *Niviventer* und *Maxomys* in Asien (MUSSEY 1981).

Auf der anderen Seite sind auch die Beziehungen von *Rattus* zu den übrigen Muriden unklar. So glaubt NIETHAMMER (1977), daß stark wühlende südasiatische Muriden, die nur in Grabanpassungen von *Rattus* stark abweichen, nämlich *Bandicota* und *Nesokia*, nähere Verwandte von *Rattus* sind, da andere Merkmale wie Karyotyp und Alveolenmuster erhebliche Ähnlichkeiten zeigen.

¹ Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Für die Beurteilung „genetischer Abstände“ nahe verwandter Arten hat sich die Untersuchung von Isoproteinmustern mit Hilfe der Gelelektrophorese als hilfreich erwiesen. Mit ihr lassen sich Dendrogramme konstruieren, die von morphologischen Vergleichen unabhängig sind und bei einer hinreichend großen Zahl untersuchter Proteine die verwandtschaftlichen Beziehungen annähernd widerspiegeln.

In der vorliegenden Arbeit haben wir eine Reihe von Arten, die noch MISONNE (1969) zu *Rattus* rechnen, und die drei Arten der Gattung *Bandicota* mit der Methode der Proteinelektrophorese verglichen. Einbezogen war auch die Art *Rattus surifer*, die nach MUSSEY et al. (1979) in eine andere Gattung, *Maxomys*, gehört. Unser Ziel ist es, die genetischen Abstände zwischen einigen unstrittig zu *Rattus* gehörigen Arten zu erfassen und mit denen zu Arten zu vergleichen, deren Beziehungen zu *Rattus* verschieden beurteilt werden.

Material und Methode

Die untersuchten Arten, die Anzahl der Tiere und ihre Herkunft ergeben sich aus Tab. 1. Die meisten Ratten aus Thailand haben BONSONG SUTA und die Mitarbeiter des Instituts für Entomologie und Zoologie, Department of Agriculture, Ministry of Agriculture and Cooperation in Bangkok gefangen, und Herr SUTHICHAI SOMSOOK und Frau YUVALUK KHOPRASERT haben sie übermittelt. *Rattus villosissimus*, *R. tiomanicus*, *Bandicota indica* und *B. savilei* stammen aus Zuchten von Frau Dr.

Tabelle 1

Art, Anzahl und Herkunft der untersuchten Muriden

Art	Anzahl	Herkunft
<i>Rattus rattus</i>	12	Thailand: Provinz Trat
	2	Italien: Monte Gargano
	4	Ägypten: Kairo
	3	Malediven: Nachzucht
<i>Rattus tiomanicus</i>	3	Malaysia: Nachzucht
<i>Rattus argentiventer</i>	4	Thailand: Provinz Nakorn
	3	Thailand: Nachzucht
<i>Rattus exulans</i>	24	Thailand: Provinz Chai Nat
<i>Rattus norvegicus</i>	8	Deutschland: Bonn
<i>Rattus villosissimus</i>	2	Australien: Nachzucht
<i>Rattus berdmorei</i>	1	Thailand: Provinz Trat
<i>Maxomys surifer</i>	8	Thailand: Provinz Trat
<i>Bandicota indica</i>	7	Thailand: Provinz Path Buri
<i>Bandicota savilei</i>	4	Thailand: Provinz Chai Nat
<i>Bandicota bengalensis</i>	2	Bangladesch: bei Dacca

URSULA HÄFNER im Zoologischen Institut der Universität Stuttgart-Hohenheim. *R. villosissimus* geht auf Wildfänge aus Australien durch das Institute of Medical and Veterinary Science in Adelaide zurück, *R. tiomanicus* auf solche durch FAMA, Lembaga Pemasaran, Persekutuan, Tingkat 1, Wisma Yan, Jalan Selangor, Petaling Jaya, Selangor in Malaysia. Durch Herrn Dr. P. MEYER von der Tierärztlichen Hochschule Hannover erhielten wir die Hausratten von den Malediven, die ebenfalls Nachzuchttiere von Wildfängen sind. Die Hausratten aus Kairo beschaffte Frau WAFA ZAHNAN. Ihnen allen sei an dieser Stelle gedankt. *Rattus rattus* vom Monte Gargano, *R. norvegicus* aus Bonn und *Bandicota bengalensis* besorgten wir selbst. Zum morphologisch beschreibenden Teil wurden Schädel, Molaren, Alveolenmuster und Gaumenfalten untersucht (s. NIETHAMMER 1977). Die Darstellung der Proteine erfolgte mit der diskontinuierlichen Polyacrylamid-Gelelektrophorese in Platten nach STEGEMANN (1977) und MAURER (1968). Die genetischen Abstandsmaße wurden nach ROGERS (1972) berechnet. Aus ihnen wurde nach der UPGMA-Clusteranalyse (SNEATH and SOKAL 1973) das Dendrogramm der abgestuften Ähnlichkeit ermittelt.

Die folgenden Proteine wurden untersucht: Laktat-Dehydrogenase 1 (LDH₁) EC 1.1.1.27, Laktat-Dehydrogenase 2 (LDH₂) EC 1.1.1.27, Malat (NAD)-Dehydrogenase (MDH [NAD]) EC 1.1.1.37, Malat (NADP)-Dehydrogenase (MDH[NADP]) EC 1.1.1.40, NADP-Isocitrat-Dehydrogenase

(IDH₁) EC 1.1.1.42, Glycerophosphat-Dehydrogenase (α -GPD) EC 1.1.1.6, Glutamat-Oxalacetat-Transaminase (GOT₁) EC 2.6.1.1, Indophenol-Oxidase (IPO) EC 1.15.1.1, 6-Phosphogluconat-Dehydrogenase (6-PGD) EC 1.1.1.46, Albumin (Al), Transferrin (Tf), Glucose-6-Phosphat-Dehydrogenase (G-6PD), 1.1.1.49, Glutamat-Dehydrogenase (Glu-DH) EC 1.4.1.3.

Ergebnisse

Morphologie und Karyotyp

Allgemeines

In der folgenden Übersicht sollen die verglichenen Arten charakterisiert werden. Die meisten der angegebenen Merkmale haben wir kontrolliert oder erstmals untersucht. Aus Raumgründen ist es jedoch nicht möglich, neue Befunde von schon bekannten zu trennen. Außerdem kann auf die Unterschiede nicht sehr detailliert eingegangen werden.

Dem Vergleich zwischen den drei Gattungen, soweit sie in dem vorliegenden Material repräsentiert sind, dient Tab. 2. Danach ist *Maxomys surifer* durch eine relativ hohe Chromosomenzahl, eine abweichende Alveolenanordnung, eine geringe Zitzenzahl und einen sehr deutlichen t3 an M² charakterisiert.

Tabelle 2

Verteilung einiger Merkmale bei den vorliegenden Arten der drei untersuchten Muriden-Gattungen

Merkmal	<i>Rattus</i>	<i>Bandicota</i>	<i>Maxomys</i>
Chromosomenzahl (2n)	38–50	42–46	52
Molaren: t7 an M ¹	—	+	—
t3 an M ²	±	—	+
Aveolen	<i>Rattus</i> -Typ	<i>Rattus</i> -Typ	<i>Mus</i> -Typ
Gaumenfalten	geknickt, mit Papillen	geknickt, mit Papillen	gebogen, ohne Papillen
Sohlenballen	zum Teil mit Leisten	glatt	glatt
Zitzenzahl (Paare)	4–6	6–9	4

Bei *Bandicota* kommt die höchste Zitzenzahl vor, außerdem weichen die Molaren stärker von denen der beiden anderen Gattungen ab. Das Zahnmerkmal steht jedoch zweifellos im Zusammenhang mit der mehr subterranean Lebens- und Ernährungsweise, die sich auch in einem deutlich robusteren Schädelbau äußert.

Rattus rattus

Die Hausratten aus Thailand haben 42, die aus Europa, Ägypten und von den Maledivien 38 Chromosomen. Dies haben wir in Stichproben für Thailand sowie für die Ratten von den Maledivien überprüft. Der Karyotyp mit 38 Chromosomen ist durch zwei Robertsonse Fusionen aus dem mit 42 Chromosomen abgeleitet (zu dieser Problematik s. NIETHAMMER 1975).

Das Muster der Molarentuberkel weicht nicht sonderlich von dem in Abb. 1 dargestellten Muriden-Schema ab. Dazu bestehen jedoch die folgenden Unterschiede: t7 an M¹ fehlt stets, t3 ist an M², M³ nur selten vorhanden. t7 und t9 an M³ sind kaum abgrenzbar. An M₁ fehlt Sm, an M₃ Cv und Z.

Das am häufigsten vorkommende Alveolenmuster, hier als *Rattus*-Typ bezeichnet, ist in Abb. 2 dargestellt. Es entspricht einer Zahnwurzelformel $\frac{5\ 4\ 3}{4\ 3\ 3}$. Abweichungen kommen gelegentlich vor, entweder durch Auftreten einer zusätzlichen, kleinen Wurzel oder durch Verschmelzung zweier Alveolen (s. z. B. KAHMANN 1969). Am Schädel ist das Dach

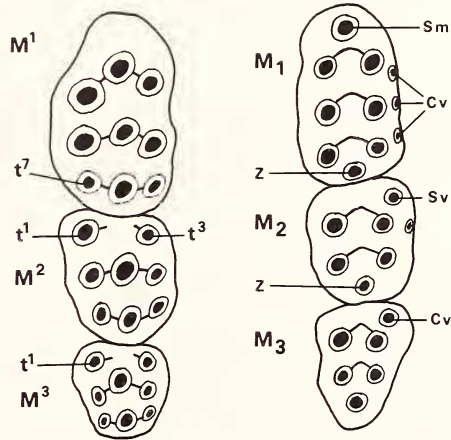
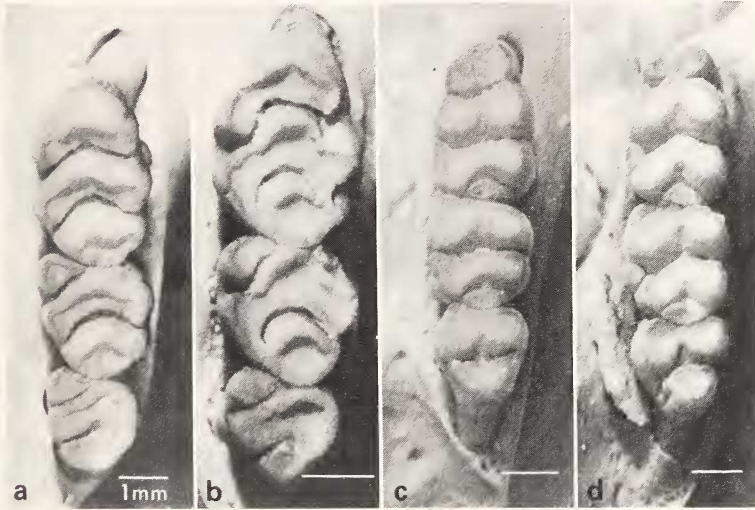


Abb. 1. Muster der wichtigsten Molarentuberkel der Muriden-Molaren, unten. Links obere, rechts untere Backenzähne, jeweils rechte Reihe. Darüber die Molarenreihen von *Maxomys surifer* (a, c) und *Rattus villosissimus* (b, d). a, b obere, c, d untere Reihen

gewölbt. Die Frontoparietalleisten beschreiben einen auswärts gewölbten Bogen. Die Frontoparietalnaht ist schwach gebogen. Die Foramina incisiva sind relativ lang und schmal und reichen bis zum M^1 . Das Palatinum ist lang und endet deutlich hinter den M^3 . Die Bullae sind ziemlich groß. Ihre Länge beträgt etwa 18 % der Occipitonasallänge. Der Processus alveolaris ist am Unterkiefer deutlich sichtbar.

Nach EISENTRAUT (1976) zeigt *Rattus rattus* in den Gaumenfalten gegenüber anderen Muriden zwei Besonderheiten: Die ersten drei intermolaren Falten sind geknickt, und alle intermolaren Falten tragen gewöhnlich orad gerichtete Papillen (Abb. 3). Die Sohlenballen besitzen ein Papillarleistenmuster, das beim Klettern vorteilhaft sein dürfte und den mehr bodenlebenden *Rattus*-Arten fehlt (MARSHALL 1977).

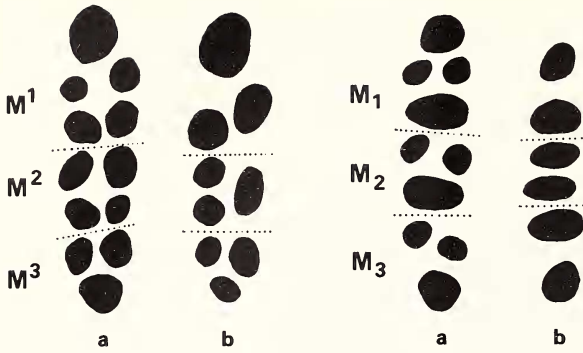


Abb. 2. Alveolenmuster der untersuchten Muriden. a: *Rattus rattus* (Rattus-Typ); b: *Maxomys surifer* (Mus-Typ). Links obere, rechts untere Molarenreihen

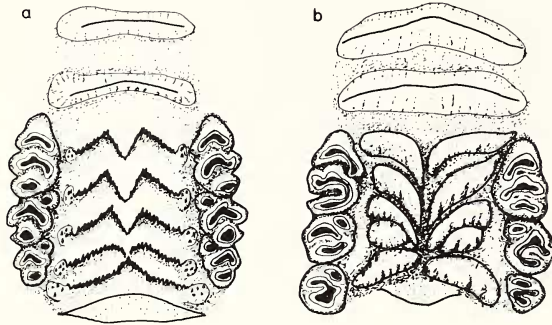


Abb. 3. Gaumenfaltenmuster der untersuchten Muriden. a: von *Rattus rattus*; b: *Maxomys surifer*

Rattus tiomanicus

Diese von Malaysia bis Borneo verbreitete Art wurde früher zu *R. rattus* gerechnet und ähnelt diesem sehr. Foramina incisiva und obere Molarenreihen sind jedoch kürzer, die Supraorbitalleisten schwächer (MÜSSER und CALIFIA 1982).

Rattus argentiventer

Auch die Reisfeldratte, die im Kulturland Südostasiens weit verbreitet ist, wurde früher zu *R. rattus* gestellt. Sie ähnelt farblich Hausratten vom *frugivorus*-Farbtyp. Jedoch ist der Übergang von der Bauch- zur Rückenfärbung an den Flanken allmählich. Der Schädel ist bei älteren Tieren kaum gewölbt. Die Frontoparietalleisten sind nur wenig gebogen. Anders als bei *R. rattus*, doch wie bei *R. norvegicus* sind die Sohlenballen glatt und ohne Papillarleisten (MARSHALL 1977).

Rattus exulans

Eine kleine, von Bangladesch bis Neuguinea und mit dem Menschen über die Pazifischen Inseln verbreitete, langschwänzige Ratte. Am Schädel sind die Frontoparietalleisten nur schwach ausgebildet. Die Parietalia sind groß und stark gewölbt. Die Foramina incisiva sind länger als bei *R. rattus* und reichen bis zur Mitte der M^1 . Der Hinterrand des Palatinums endet vor den M^3 -Hinterrändern. Abgesehen von diesen Schädelmerkmalen, der geringeren Größe und etwas abweichenden Färbung ist er *R. rattus* sehr ähnlich. Für den Karyotyp ist hervorzuheben, daß die Autosomen Nr. 1 und 11 subtelozentrisch sind und nicht telozentrisch wie zum Teil bei *R. rattus*. Unter 13 Tieren fand sich eines ohne Cv an M_1 und M_2 . Von 17 Tieren hatten 2 an M^1 nur 4 Wurzeln und ein Tier an M_3 nur 2. An M^1 waren die beiden caudalen, an M_3 die beiden mesialen Wurzeln verschmolzen.

Gaumenfalten wie bei *R. rattus* und wie dort auch Sohlenballen mit Papillarleisten (Klettertyp).

Rattus norvegicus

Neben den allgemein bekannten Unterschieden in Fellfarbe, Proportionen, Schädel- und Zahnbau sind die folgenden Abweichungen gegenüber *R. rattus* vielleicht weniger geläufig: Im Gegensatz zu *R. rattus* sind 4 Autosomenpaare subtelozentrisch (WORANOOJ et al. 1972). Die Gaumenfalten sind weniger stark abgeknickt. Die Sohlenballen sind glatt.

Rattus villosissimus

Eine bodenlebende und Gänge grabende, etwa hausrattengroße Art in Australien. Schwanz kürzer als Kopf-Rumpf-Länge. Auffällig durch die sehr langen Leithaare (WATTS und ASLIN 1981). Im Karyotyp weicht die Art von den bisher behandelten erheblich ab: $2n = 50$, von denen nur 2 Paare metazentrisch, 2 weitere subtelozentrisch sind (BAVERSTOCK et al. 1975).

Im Vergleich zu *R. rattus* ist der Schädel in Richtung auf das Wühlen angepaßt: Frontal- und Parietalleisten sind kräftig entwickelt und gehen in deutlich sichtbare Occipitalleisten über. Frontalia und Parietalia schmal, Interparietale wie bei *R. norvegicus* ausgebuchtet. Foramina incisiva lang und schmal und bis zur Mitte von M^1 reichend. Hinterrand des Palatinums liegt zwischen den M^3 .

Die Molaren ähneln zwar strukturell denen von *R. rattus*, sind aber im Verhältnis dazu erheblich breiter und größer. Die Alveolen entsprechen dem Grundmuster von *Rattus*, doch fanden sich bei den 2 untersuchten Schädeln ziemlich viele Nebenwürzelchen: $1 \times$ an M^2 , $2 \times$ an M^3 , $2 \times$ an M_2 und $1 \times$ an M_3 . Die Gaumenfalten haben die für *R. rattus* typische Hakenform. Die sehr großen Sohlenballen an Vorder- und Hinterfüßen haben Papillarleisten, obwohl *R. villosissimus* zu den bodenlebenden Arten gehört.

Rattus berdmorei

Eine in Burma, Thailand und Indochina vorkommende Art von der Größe der Hausratte, deren Schwanz aber kürzer als die Kopf-Rumpf-Länge ist. Karyotyp $2n=40$ mit 6 telozentrischen, 6 subtelozentrischen und 7 metazentrischen Autosomenpaaren sowie telozentrischem X- und Y-Chromosom (MARSHALL 1977). Der Schädel zeigt eine ganze Reihe Besonderheiten. Sein Dach ist gewölbt. Parietalia und Interparietale sind kurz, das Supraoccipitale ist dafür groß und rostrad geneigt. In Aufsicht wirkt der Schädel mit den nach hinten divergierenden Jochbögen und den konvexen Frontoparietalleisten keilförmig. Die Foramina incisiva sind kurz und erreichen die M^1 nicht ganz. Das Palatinum endet mit dem Hinterrand der M^3 . Schneidezähne weiß. Obere Incisiven orthodont gestellt, nicht opisthodont wie bei *R. rattus*. Mandibeln schlank mit deutlichem Processus alveolaris.

An den vorliegenden Molaren sind die Tuberkelreihen zu hohen, queren Lamellen verbunden. t_3 fehlt an M^2 und M^3 , und an den unteren Molaren sind weder C_v noch S_v erkennbar. Die Alveolen lassen zwar das für *R. rattus* typische Grundmuster noch erkennen, doch sind die mesialen Wurzeln von M_2 und M_3 verwachsen, so daß die Alveolenformel des einzig vorliegenden Schädels lautet: $\frac{5\ 4\ 3}{4\ 2\ 2}$.

Die Gaumenfalten wurden nicht untersucht. Die Sohlenballen sind glatt.

Maxomys surifer

Eine waldlebende, schlanke und große Ratte, die von Thailand bis Java und Borneo verbreitet ist. Etwa so groß wie *R. rattus*, Schwanz ungefähr körperlang, Hinterfüße lang und schlank. Die Ohren sind groß, nackt und zarthäutig, die Augen groß (Bulbusdurch-

messer in einem Fall etwa 7,5 mm). Färbung kontrastreich: Bauch weiß, Rücken gelb und schwarz gemischt, Schwanz unterseits und am Ende weiß, proximal drei Viertel dorsal dunkel. Deckhaare kurz, borstig bis stachelig mit breiter Granne: Verhältnis Breite zu Länge etwa 1:20, dagegen bei *R. rattus* etwa 1:100. Querschnitt breit u-förmig. Kutikularstruktur im REM der von *R. rattus* (HÜRTER 1979) gleichend.

Karyotyp $2n = 52$, 5 Autosomenpaare metazentrisch, 1 subtelozentrisch, übrige telozentrisch. X-Chromosom metazentrisch (MARSHALL 1977).

Der Schädel weicht recht deutlich von dem von *R. rattus* ab. Er ist schlank und zart. Die Nasalia ragen über die Schneidezähne hinaus. Interparietale länger, Occipitale kleiner als bei *R. rattus*, der Hirnschädel hinten schmaler, wozu auch die sehr kleinen Bullae beitragen, deren Länge nur etwa 11% der Occipitonasallänge beträgt. Die Foramina incisiva sind kurz und breit und enden weit vor den Molaren. Das Gebiß ist nur schwach. So endet die Wurzel von I^1 bereits vor den Anteorbitalplatten, und ein Alveolarfortsatz fehlt am Unterkiefer. Wegen der kurzen Molarenreihen und weil das Palatinum in der Mitte der kleinen M^3 endet, ist seine Länge gering. Dafür ist der Abstand zwischen Palatina und Bullae und damit auch die Länge der Fossa pterygoidea groß. Am Unterkiefer ist der Kronenfortsatz auffällig klein.

Am postcranialen Skelett sind die Schulterblätter schlanker als bei *R. rattus*, das Manubrium des Brustbeins ist gekielt. Die Crista deltoidea am Humerus ist schwächer als bei *R. rattus*, die Clavicula ist zart und dünn. Auch die Knochen der Hinterextremität sind schlanker und länger als bei *R. rattus*. Der Abstand zwischen Tibia und Fibula ist geringer. Vor allem im Vergleich zum ähnlich großen *R. villosissimus* ist die Tibia viel länger. Molaren schwächer als bei den anderen Ratten ausgebildet. Am M^1 ist t_1 stark zurückgezogen, t_3 schwächer ausgebildet als bei anderen Ratten, t_7 fehlt, und t_4 ist mit t_8 durch einen Steg verbunden. Am M^2 ist ein t_3 stets vorhanden. Wie bei *R. rattus* sind an M_1 und M_2 Z , an M_2 und M_3 Sv und an M_1 und M_2 Cv stets vorhanden.

Die Alveolenzahlen sind im Vergleich zu *R. rattus* stark vermindert und entsprechen dem bei *Mus musculus* typischen Muster: $\frac{3}{2} \frac{3}{2} \frac{3}{2}$ (Abb. 2), das in 5 von 8 Fällen verwirklicht

ist. Zwei weitere zeigen eine Tendenz zu komplexeren Mustern: In einem Fall hat M^2 4 und M_3 3 Wurzeln, im anderen M^1 und M^2 je 4 Wurzeln. Einmal ist M^3 durch Verschmelzung des mesialen Wurzelfpaares auf 2 Alveolen vereinfacht.

Die Gaumenfalten (Abb. 3b) zeigen das bei Muriden verbreitete Muster ohne die bei *R. rattus* auftretenden Sondermerkmale: Papillen fehlen, und die Leisten sind nicht geknickt, sondern gebogen. Außerdem ist infolge der verkleinerten Molarenreihe die erste, sonst intermolare Falte in eine antemolare Stellung geraten. Es kommen also 3 antemolare und 4 intermolare Falten vor.

Im Gegensatz zu *R. norvegicus* ist der Fundusbereich im Magen auf zwei Scheiben begrenzt (diskoglandulär), der Vormagen ist ausgedehnter.

Die Sohlenballen sind klein und glatt.

Bandicota indica

Eine von Ceylon bis Java und Taiwan in Südostasien verbreitete, subterran lebende, sehr große Ratte.

Karyotyp: $2n = 46$, 9 Autosomenpaare metazentrisch, 1 submetazentrisch, 2 subtelozentrisch, 10 telozentrisch. X-Chromosom metazentrisch (MARKVONG et al. 1973, Thailand). Dagegen geben HSU und BENIRSCHKE (1974) für Bangalore in Indien einen beträchtlich abweichenden Karyotyp an: $2n = 42$, 6 metazentrische, 5 subtelozentrische, 9 telozentrische Autosomenpaare, X-Chromosom groß und Y-Chromosom mittelgroß, beide submetazentrisch. Unsere Exemplare entsprechen jedoch, wie eine Kontrolle ergab, ersterem Typ.

Der Schädel ähnelt zwar im Bauplan dem von *R. rattus*, weicht aber habituell auffällig ab in Merkmalen, die als Anpassungen an die unterirdische Lebensweise gedeutet werden können. Molaren wie Schneidezähne sind vergrößert, was sich auf die relative Gaumenbreite, die Größe des Processus alveolaris am Unterkiefer und die Gestalt der Foramina infraorbitalia auswirkt. Eine Folge ist auch eine verstärkte Kaumuskulatur, die zu weiter ausladenden Jochbögen, einem hohen Rostrum, einem sehr schmalen Schädeldach zwischen den Parietalleisten und einem hohen, aber abgerundeten Winkelfortsatz am Unterkiefer geführt haben dürfte.

Im Vergleich zu *Rattus* sind die Molarentuberkel noch früher in Querrichtung zu Lamellen verbunden und dadurch nur schwer abgrenzbar. So ist t7 an M¹ wahrscheinlich stets vorhanden, was aber meist nur aus der Breite der hinteren Lamelle vermutet werden kann. Am M² ist t1 vorhanden, t3 fehlt immer. Die Nebenhöckerchen Z, Sv und Cv sind an den unteren Molaren in der entsprechenden Verteilung wie bei *R. rattus* vorhanden.

Alveolen dem Grundtyp von *Rattus* entsprechend. In zwei Fällen waren die mesialen Wurzelpaare von M₂ und M₃ verwachsen, so daß dann hier die Alveolenzahl nur je 2 betrug. Häufiger fanden sich zusätzliche Würzelchen an M³, M₁, M₂ und M₃. Die intermolaren Gaumenfalten (Nr. 3–5) sind zwar nicht geknickt wie bei *R. rattus*, sondern gebogen, aber alle intermolaren Falten besitzen wie bei *R. rattus* Papillen.

Sohlentuberkel ohne Papillarleisten.

Bandicota savilei

Eine in Burma und Indochina lebende Art, die erheblich kleiner ist als *B. indica* und früher mit *B. indica* zusammengefaßt wurde (ELLERMAN und MORRISON-SCOTT 1951). In der Größe eher *B. bengalensis* ähnelnd.

Karyotyp: 2n = 44, von den Autosomen sind 8 Paare meta- und 13 telozentrisch. X-Chromosom telozentrisch (MARKVONG et al. 1973). In unserem Material unterscheidet sich der Schädel von dem von *B. indica* durch schwächere Parietalleisten, die zudem stärker divergieren, sowie durch ein kürzeres und breiteres Interparietale. Im Vergleich zu *B. bengalensis* sind die Nasalia zudem relativ länger und die oberen Schneidezähne orthodont gestellt. Molarenmuster nicht erkennbar von denen von *B. indica* verschieden. Alveolen vom *Rattus*-Typ mit Tendenz zur Bildung von Nebenwurzeln, nämlich 1 × an M¹, M² und M₃ sowie 3 × am M³ unter 4 Schädeln. Gaumenfalten ähnlich *R. rattus*, aber weniger stark geknickt. Papillen größer.

Bandicota bengalensis

Karyotyp 2n = 42 mit 6 metazentrischen, 2 kleinsten, subtelozentrischen und 12 telozentrischen Autosomenpaaren. X-Chromosom groß und submetazentrisch, Y-Chromosom mittelgroß und submetazentrisch (HSU und BENIRSCHKE 1974).

Schädelmerkmale ergeben sich aus den Angaben zu *B. savilei*. Im ganzen wirkt der Schädel von *B. bengalensis* stärker grabengepaßt. An den Molaren sind im Gegensatz zu den beiden übrigen *Bandicota*-Arten bei 3 untersuchten Exemplaren keine Z und Cv an M₁ und M₂ festzustellen in Übereinstimmung mit NIETHAMMER (1977). Alveolen nach dem *Rattus*-Grundmuster mit Verschmelzungstendenz an M¹ (NIETHAMMER 1977) und M₃ (bei einem Exemplar aus Bangladesch mesiale Alveolen verbunden). Überzählige Wurzeln kamen dagegen bisher nicht vor.

Gaumenfalten ähnlich denen von *B. savilei*. Hervorzuheben ist noch, daß die Zitzenzahl bei *bengalensis* zwischen 6 und 9 Paaren variiert, wogegen sie bei *B. indica* und *B. savilei* konstant 6 Paare umfaßt.

Phylogenetische Folgerungen

Die bisherigen Daten sprechen dafür, die in Tab. 1 aufgeführten Arten wie dort in die drei Gattungen *Rattus*, *Bandicota* und *Maxomys* aufzuteilen. Sie bestätigen ferner, daß die Unterschiede zwischen *Maxomys surifer* und *Rattus* größer sind als zwischen *Bandicota* und *Rattus*. Innerhalb von *Bandicota* scheinen *B. indica* und *B. savilei* enger verwandt zu sein als jede von ihnen mit *B. bengalensis*. Innerhalb von *Rattus* bilden die folgenden Arten aufgrund des ähnlichen Karyotyps eine engere Gruppe (Tab. 3): *R. rattus*, *R. norvegicus*, *R. exulans*, *R. argentiventer* und *R. tiomanicus*. Nach dem Fehlen oder Auftreten von Papillarleisten könnten hier vielleicht *R. rattus*, *R. tiomanicus* und *R. exulans* auf der einen

Tabelle 3

Einige Merkmale innerhalb der Gattung *Rattus*

Art	Karyotyp	Sohlenballen	Zitzenpaare
<i>R. rattus</i>	38, 42	mit Lamellen	2 + 3
<i>R. tiomanicus</i>	42	mit Lamellen	2 + 3
<i>R. argentiventer</i>	42	glatt	3 + 3
<i>R. exulans</i>	42	mit Lamellen	2 + 2
<i>R. norvegicus</i>	42	glatt	3 + 3
<i>R. berdmorei</i>	40	glatt	3 + 2
<i>R. villosissimus</i>	50	mit Lamellen	3 + 3

Seite und *R. argentiventer* und *R. norvegicus* auf der anderen Seite enger zusammengefaßt werden. Allerdings kann die enge Beziehung nur für eine Gruppe, die mit synapomorpher Ausprägung des Merkmals, gelten. Leider ist kaum zu beurteilen, welcher Zustand apomorph ist. Zytotaxonomisch stärker isoliert sind die Arten *R. berdmorei* und *R. villosissimus*. Besonders die Daten für *villosissimus* sind widersprüchlich. Der Karyotyp weicht besonders stark ab. Dafür tragen die Sohlenballen Papillarleisten, wie sie sonst nur bei Arten der engeren *R. rattus*-Gruppe vorkommen.

Proteinvergleich

Von den 13 untersuchten Proteinen waren 2, G-6PD und Glu-DH, monomorph. Die elektrophoretischen Unterschiede der 11 verbleibenden, polymorphen Proteine sind in Tab. 4 in Form der Allelfrequenzen der entsprechenden Genloci aufgeführt. Die sich ergebenden Abstandsmaße zwischen allen betrachteten Taxa finden sich in Tab. 5. Das daraus resultierende Dendrogramm zeigt Abb. 4.

Das Dendrogramm stimmt mit den Erwartungen aufgrund des morphologischen und zytotaxonomischen Vergleichs in folgenden Punkten überein:

1. Die Kerngruppe von *Rattus* (*rattus*, *tiomanicus*, *exulans*, *norvegicus*, *argentina*) bildet eine enger verwandte Gruppe. 2. Die drei Arten der Gattung *Bandicota* bilden eine Gruppe. 3. *Maxomys surifer* ist von *Rattus* weiter entfernt als *Bandicota*.

Im Widerspruch zu den Erwartungen stehen die folgenden Beziehungen:

1. *Rattus villosissimus* ist besonders eigenständig und von *Rattus* im engeren Sinn weiter entfernt als selbst *Maxomys surifer*. Dieser Befund spricht dafür, daß diejenigen morphologischen Merkmalsausprägungen bei *R. villosissimus*, die für einen engen Anschluß an die Kerngruppe von *Rattus* sprechen, plesiomorphe Ausprägung besitzen. Dies würde für die Gaumenfalten, die Alveolenmuster und die Papillarleisten der Sohlenballen gelten. 2. Innerhalb von *Bandicota* stehen sich *bengalensis* und *savilei* etwas näher. 3. Innerhalb der engeren *Rattus*-Gruppe fällt *R. berdmorei* nicht besonders heraus, wie man eigentlich

Tabelle 4

Allele der innerhalb der untersuchten Tiere polymorphen Proteine in den verschiedenen Taxa

Arten	Transferrin			α-GPD			LD		
<i>R. rattus</i> (42)	c	(0,13), g	(0,79), h	(0,08)	b	(0,92), c	(0,04), d	(0,04)	a
<i>R. rattus</i> (38)	h	(0,93), i	(0,07)		b				a
<i>R. argentiventer</i>	d	(0,80), h	(0,20)		a	(0,10), b	(0,90)		a
<i>R. tiomanicus</i>	d				b				a
<i>R. exulans</i>	f				a	(0,02), b	(0,98)		a
<i>R. norvegicus</i>	f				a				a
<i>R. berdmorei</i>	e				b				a
<i>R. villosissimus</i>	g	(0,50), i	(0,50)		a	(0,75), b	(0,25)		a
<i>B. indica</i>	a	(0,93), b	(0,07)		b				b
<i>B. bengalensis</i>	a	(0,25), b	(0,25), e	(0,50)	a				a
<i>B. savilei</i>	c				b	(0,13), b	(0,87)		a
<i>M. surifer</i>	g				b				a

Arten	LDH ₂	6-PGD		Albumin IPO		IDH ₁		
<i>R. rattus</i> (42)	d	b	(0,92), d	(0,04), e	(0,04)	d	b	c
<i>R. rattus</i> (38)	d	b	(0,94), d	(0,06)		d	b	c
<i>R. tiomanicus</i>	d	b				d	b	c
<i>R. argentiventer</i>	d	b				d	b	(0,80), c
								(0,20)
<i>R. exulans</i>	d	b				c	b	c
<i>R. norvegicus</i>	d	b	(0,81), d	(0,19)		e	b	c
<i>R. berdmorei</i>	b	b				a	b	c
<i>R. villosissimus</i>	b	f				b	a	a
<i>B. indica</i>	c	a	(0,64), c	(0,36)		c	b	c
<i>B. bengalensis</i>	b	a	(0,25), c	(0,75)		b	b	c
								(0,25), d
								(0,75)
<i>B. savilei</i>	b	c				c	b	c
<i>A. surifer</i>	a	g				c	b	b

Arten	GOT		MDH (NAD)		MDH (NADP)		
<i>R. rattus</i> (42)	a	(0,04), c	(0,96)	b	(0,08), c	(0,92)	a
<i>R. rattus</i> (38)	c			c			a
<i>R. tiomanicus</i>	c			c			a
<i>R. argentiventer</i>	c			c			b
<i>R. exulans</i>	c			c			(0,25), c
<i>R. norvegicus</i>	c			c			(0,75)
<i>R. berdmorei</i>	c			c			b
<i>R. villosissimus</i>	b			a			—
<i>B. indica</i>	f			c			b
<i>B. bengalensis</i>	d			c			a
							(0,07), b
							(0,93)
<i>B. savilei</i>	e			c			b
<i>M. surifer</i>	g			c			a
							(0,62), b
							(0,38)
							d
							(0,38), e
							(0,62)

Allelfrequenz in () nur dann, wenn innerhalb desselben Taxons mehrere Allele auftraten. *R. rattus* wurde in die beiden Chromosomentypen mit 38 und 42 Chromosomen aufgetrennt. Umfang des Materials wie in Tab. 1 angegeben.

erwarten sollte. 4. Die nach der Verteilung der Papillarleistenmuster zu fordernden Beziehungen werden nicht reproduziert. 5. Die beiden *R. rattus*-Gruppen mit unterschiedlichem Karyotyp sollten ähnlicher sein als jede von ihnen mit *R. tiomanicus*. Für Widerspruch 3 ist nicht abzuschätzen, ob dem morphologischen oder elektrophoretischen Befund der Vorzug zu geben ist. Die Widersprüche 3 bis 5 dürften auf Zufälligkeiten als Folge der begrenzten Anzahl untersuchter Individuen und Proteine zurückzuführen sein.

Akzeptieren wir die übereinstimmenden Teile der Dendrogramme, so können wir für

Tabelle 5

Genetische Abstände zwischen den untersuchten Taxa, berechnet aufgrund der Allelfrequenzen der Tabelle 4 nach Rogers (1972)

	<i>R. rattus</i> (42)	<i>R. rattus</i> (38)	<i>R. argenti- venter</i>	<i>R. tio- manicus</i>	<i>R. nor- vegicus</i>	<i>M. surifer</i>	<i>R. villo- sissimus</i>	<i>R. berd- morei</i>	<i>B. indi- ca</i>	<i>B. bengal- ensis</i>	<i>B. savilei</i>
<i>R. exulans</i>	0,243	0,234	0,237	0,232	0,167	0,523	0,661	0,232	0,380	0,423	0,364
<i>R. rattus</i> (42) ¹		0,081	0,178	0,090	0,317	0,518	0,695	0,264	0,520	0,495	0,411
<i>R. rattus</i> (38) ²			0,166	0,079	0,315	0,601	0,733	0,252	0,516	0,493	0,419
<i>R. argentiventer</i>				0,110	0,307	0,593	0,694	0,271	0,524	0,487	0,452
<i>R. tiomanicus</i>					0,322	0,606	0,740	0,250	0,521	0,499	0,424
<i>R. norvegicus</i>						0,600	0,618	0,322	0,448	0,569	0,493
<i>M. surifer</i>							0,714	0,583	0,591	0,577	0,513
<i>R. villosissimus</i>								0,585	0,733	0,478	0,546
<i>R. berdmorei</i>									0,487	0,340	0,344
<i>B. indica</i>										0,449	0,407
<i>B. bengalensis</i>											0,339

¹ Hausratten mit 42 Chromosomen. – ² Hausratten mit 38 Chromosomen

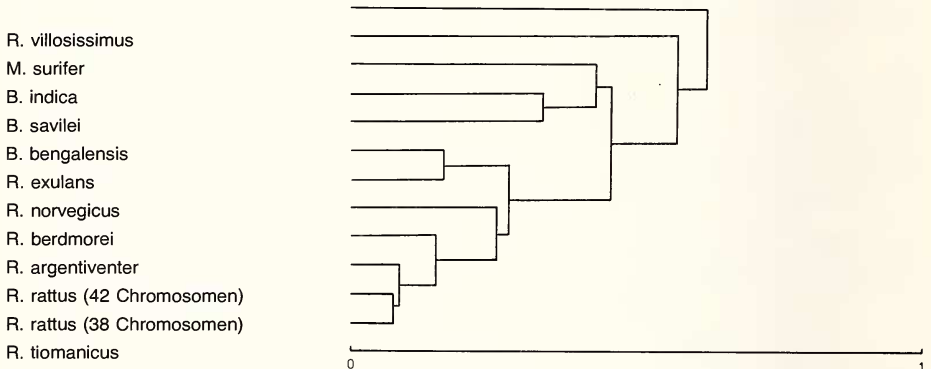


Abb. 4. Dendrogramm für die untersuchten Muriden-Taxa, berechnet aus den Abstandsmaßen der Tabelle 5 nach der UPGMA-Methode von SNEATH und SOKAL (1973)

eine Anzahl von Proteinen den wahrscheinlich plesiomorphen Zustand innerhalb der Gruppe verglichener Arten bestimmen. Dies wäre: für LDH₁ Allel a, für LDH₂ b, für Al c, für IPO b, IDH₁ c, GOT c und MDH (NAD) c. Bei MDH (NADP) wäre es denkbar, daß zwei Allele, a und b, plesiomorph sind. Daraus lassen sich auch einige Synapomorphien ableiten: So ist die engere *Rattus*-Gruppe durch Synapomorphie des Allels d von LDH₂ zusammengefaßt, und entgegen dem Dendrogramm wird hier auch erwartungsgemäß *R. berdmorei* ausgeschlossen. Ebenso besitzen die Arten *Rattus rattus*, *R. argentiventer* und *R. tiomanicus* als Synapomorphie das Allel d von Al. Synapomorph für die *Bandicota*-Arten wäre das Allel c von 6-PGD. *Maxomys surifer* zeigt Autapomorphien in 4 oder 5 Allelen, *R. villosissimus* in deren 6, *R. berdmorei* in einem Allel. Schließlich könnte auch Allel b von 6-PGD als synapomorph für eine engere *Rattus*-Gruppe angesehen werden, die in diesem Fall auch *R. berdmorei* einschließen würde.

Diskussion

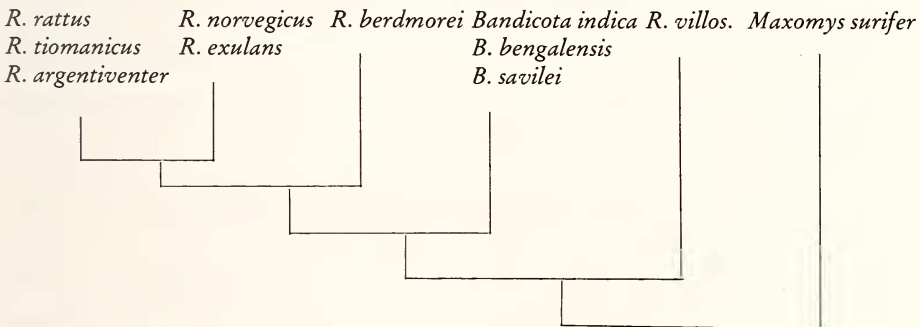
Betrachten wir nochmals das als wahrscheinlich erkannte Phylogeneschema und versuchen wir, mit seiner Hilfe plesiomorphe und apomorphe Merkmalszustände bezüglich der Morphologie und des Karyotyps zu erkennen.

Für den Karyotyp ist bei zwei verglichenen Taxa zu erwarten, daß die Unterschiede jeweils apo- und plesiomorphe Elemente enthalten. Außerdem ist die Wahrscheinlichkeit für höhere plesiomorphe Anteile um so größer, je größer die Verbreitung des betreffenden Merkmals unter den Arten eines Taxons ist. Dies besagt, daß die für *Rattus s. str.* und *Bandicota* gemeinsamen, z. B. von *M. surifer* unterscheidenden Strukturelemente des Karyotyps wahrscheinlich zu einem höheren Anteil plesiomorph sind als die entsprechenden Zustände bei *surifer*. Hier ist also für größere Gruppen mehr Symplesiomorphie zu erwarten.

Ob der *Mus*- oder *Rattus*-Typ der Alveolenmuster in unserem Fall ursprünglicher ist, läßt sich schwer entscheiden. Manches spricht dafür, daß aus dem *Rattus*-Typ durch Wurzelverschmelzung mehrfach parallel der *Mus*-Typ entstanden ist. Es würde sich damit um eine Autapomorphie von *Maxomys* handeln, die für die Aufgliederung unserer Arten ohne Bedeutung wäre.

Papillarleisten der Sohlenballen sind bei den Muriden bisher nur in der Gattung *Rattus* bekannt. Auf der anderen Seite stellen sie ein bei Säugetieren verbreitetes Merkmal dar und kommen zum Beispiel auch bei Opossum und Halbaffen vor. Die Verteilung innerhalb der betrachteten Taxa spricht dafür, daß hier der Übergang vom einen zum anderen Zustand – in welcher Richtung auch immer – parallel mehr als einmal erfolgt ist.

Dagegen scheinen die für *Rattus* und nahe Verwandte typischen, geknickten Gaumenfalten ein synapomorphes Merkmal dieser Gruppe zu sein. Sein Vorkommen bei *Rattus villosissimus* wäre mithin ein wichtiges Argument dafür, daß diese Art *Rattus* näher steht als *Maxomys surifer*. Als Endergebnis ist folgendes Schema am ehesten zu vertreten:



Die Zusammenfassung von *R. norvegicus* und *R. exulans* soll dabei nicht bedeuten, daß beide besonders eng verwandt sind, sondern nur, daß sie ähnliche Abstände zur engsten Gruppe *rattus-tiomanicus-argentina* haben.

Zusammenfassung

Untersucht wurden die Beziehungen zwischen 12 Taxa von Muriden aus der Verwandtschaft der Hausratte (*Rattus rattus* – s. Tab. 1) aufgrund der Verteilung bestimmter morphologischer Merkmale und elektrophoretisch demonstrierbarer Proteinunterschiede. Beide Wege ergeben ähnliche Folgerungen:

1. Die Ausgliederung von *M. surifer* aus der Gattung *Rattus* ist zwingend, wenn *Bandicota* als besonderes Genus anerkannt wird.

2. Die Gattung *Bandicota* ist richtig abgegrenzt und in Arten aufgegliedert.
3. In folgender Reihe nimmt der Grad der Verwandtschaft zu *Rattus rattus* ab: *R. tiomanicus*, *R. argentiventer*, *R. exulans* oder *R. norvegicus*, *R. berdmorei*, *Bandicota*, *Maxomys surifer*. Widerspruchlich sind die Befunde zu *R. villosissimus* aus Australien. Elektrophoretisch ist die Art gegenüber typischen *Rattus* stärker isoliert als alle anderen verglichenen Arten. Nach der Morphologie würde man allenfalls eine Distanz ähnlich der von *Bandicota* vermuten.

Literatur

- BAVERSTOCK, P. R.; WATTS, C. H. S.; HOGARTH, J. T. (1975): Karyotypic data and the specific status and taxonomic affinities of *Rattus villosissimus* and *R. sordidus*. *Austr. J. Zool.* **23**, 293–294.
- EISENTRAUT, M. (1976): Das Gaumenfaltenmuster der Säugetiere und seine Bedeutung für stammesgeschichtliche und taxonomische Untersuchungen. Bonn. zool. Monograph. 8.
- ELLERMAN, J. R. (1941): The families and genera of living rodents. II. London: Brit. Mus. Nat. Hist.
- ELLERMAN, J. R.; MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1951): Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946. London: Brit. Mus. Nat. Hist.
- Hsü, T. C.; BENIRSCHKE, K. (1974): An atlas of mammalian chromosomes. Vol. 8. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag.
- HÜRTER, R. (1979): Die Fellstruktur der Hausratte (*Rattus rattus*) und der Pestratte (*Nesokia indica*). *Z. Säugetierkunde* **44**, 248–256.
- KAHMANN, H. (1969): Die Alveolenmuster der Oberkieferzahnreihe der Waldmaus, Hausratte und Hausmaus aus Populationen der großen Tyrrenischen Inseln. *Z. Säugetierkunde* **34**, 164–183.
- MARKVONG, A.; MARSHALL, J. T. Jr.; GROPP, A. (1973): Chromosomes of rats and mice of Thailand. *Nat. Hist. Bull. Siam. Soc.* **25**, 23–32.
- MARSHALL, J. R. Jr. (1977): Family Muridae. In: LEKAGUL, B.; MCNEELY, J. A.: Mammals of Thailand. Bangkok: Ass. Conservation of Wildlife.
- MAURER, R. (1968): Disk-Elektrophorese. Berlin: W. de Gruyter & Co.
- MISONNE, X. (1969): African and Indo-Australian Muridae evolutionary trends. *Mus. Roy. Afrique Centrale – Tervuren Ann. Ser. IN – 8° – Sci. Zool.* **172**, 1–219.
- MUSSER, G. G. (1973): Zoogeographical significance of the ricefield rat, *Rattus argentiventer*, on Celebes and New Guinea and the identity of *Rattus pestivulus*. *Amer. Mus. Novitates* **2511**, 1–30. —(1981): Results of the Archbold expeditions No. 105.
- Notes on systematics of Indo-Malayan murid rodents, and descriptions of new genera and species from Ceylon, Sulawesi, and the Philippines. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **168**, 225–234.
- MUSSER, G. G.; CALIFIA, D. (1982): Results of the Archbold expeditions No. 106. Identities of rats from Pulau Maratua and other islands off East Borneo. *Amer. Mus. Novitates* **2726**, 1–30.
- MUSSER, G. G.; MARSHALL, J. T. Jr.; BOAEDI (1979): Definition and contents of the Sundaic genus *Maxomys* (Rodentia, Muridae). *J. Mammalogy* **60**, 592–606.
- NIETHAMMER, J. (1975): Zur Taxonomie und Ausbreitungsgeschichte der Hausratte (*Rattus rattus*). *Zool. Anz., Jena* **194**, 405–415.
- (1977): Versuch der Rekonstruktion der phylogenetischen Beziehungen zwischen einigen zentralasiatischen Muriden. *Bonn. zool. Beitr.* **28**, 236–248.
- ROGERS, J. S. (1972): Measure of genetic similarity and genetic distance. *Studies in Genetics VII. Univ. Texas Publ.* **7213**, 145–153.
- SNEATH, P. H. A.; SOKAL, R. R. (1973): Numerical taxonomy. San Francisco: W. H. Freeman & Co.
- STEGEMANN, H. (1977): Elektrophorese und Fokussieren in Platten. Rundschreiben.
- WALKER, E. (1975): Mammals of the world. 3. Aufl. rev. durch J. L. PARADISO. Baltimore and London: J. Hopkins Univ. Press.
- WATTS, C. H. S.; ASLIN, H. J. (1981): The rodents of Australia. London, Sydney, Melbourne, Singapore, Manila: Angus & Robertson.
- WORANOOJ; UNAKUL; Hsü, T. C. (1972): The C- and G-banding patterns of *Rattus norvegicus* chromosomes. *J. Nat. Cancer Inst.* **49**, 1425–1431.

Anschriften der Verfasser: Dr. HUBERT GEMMEKE, Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Institut für Nematologie, Topheideweg 88, D-4400 Münster; Prof. Dr. JOCHEN NIETHAMMER, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn